ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 35, 4, 2001

УДК 576.895.775

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ГРУДНЫХ И БРЮШНЫХ КТЕНИДИЕВ БЛОХ (SIPHONAPTERA)

© С. Г. Медведев

Методами световой и растровой электронной микроскопии изучено строение псевдосет, зубчиков и зубцов гребней (ктенидиев) у представителей 80 % родов и подродов мировой фауны отряда блох. Установлено, что большинство признаков строения ктенидиев передней груди и тергитов брюшка присуще определенным семействам и инфраотрядам блох. Особенности строения ктенидиев, отмечаемые у отдельных родов, носят характер редукций и связаны с обитанием хозяев и их блох в экстремальных условиях. Отсутствие ктенидиев у представителей инфраотряда Pulicomorpha компенсируется более сильным развитием заднего края передней груди и укорочением всех трех ее сегментов. Причины отсутствия ктенидиев у отдельных родов инфраотрядов Ceratophyllomorpha, Pygiopsyllomorpha и Hystrichopsyllomorpha, принадлежащих к одному и тому же подсемейству или паразитирующих на одних и тех же хозяевах, не ясны. Подтверждено, что расстояния между зубцами ктенидия отличаются у разных видов блох, обитающих на хозяевах одного вида, и что они коррелируют с диаметром наиболее тонких волосков хозяев. У ряда видов расстояния между вершинами зубцов у самок больше, чем у самцов. Установлено, что половой диморфизм по этому признаку может отсутствовать у одного из нескольких близких видов. Обосновывается предположение о наличии ктенидиев у общего предка блох. Предложена гипотеза о происхождении зубцов и псевдосет из щетинок задней стенки сегментов груди и брюшка общего предка блох.

Блохи являются гнездово-норовыми эктопаразитами млекопитающих и в меньшей степени птиц. Многие черты строения блох определяются их постоянным или периодическим нахождением на теле хозяина и в его убежище. Тело блох снабжено различными наружными образованиями, представленными как подвижно сочлененными с ним волосками и щетинками, так и неподвижными зубцами и более короткими зубчиками (см. рисунок, *1*; см. вкл.). Зубцы на теле блох образуют гребни, или ктенидии. Ктенидии могут присутствовать на голове, первом и третьем сегментах груди, а также на тергитах брюшка. Существует две гипотезы о функциональном назначении ктенидиев. В соответствии с одной из них ктенидии способствуют удержанию блох на теле хозяина, с другой — они защищают сочленения сегментов тела.

Ктенидии известны у представителей и других отрядов насекомых, ведущих паразитический образ жизни и обитающих в шерстном покрове млекопитающих. Ктенидий из толстых и коротких щетинок имеется на заднем крае головы паразита бобров — жука «бобровой блохи» *Platypsyllus castoris* Rits., 1869 (Platypsyllidae) (*2*, *3*). Сходные образования из утолщенных щетинок присущи также паразитам летучих мышей — мухам сем. Streblidae и Nycteribiidae, клопам сем. Polyctenidae. Однако у блох морфологические отличия между зубцами ктенидия и щетинками хорошо выражены, тогда как у мух сем. Streblidae и Nycteribiidae эти типы образований связаны между собой множеством промежуточных форм (Rothschild, Traub, 1971).

Проведенное нами исследование ставило задачи: 1) уточнить детали строения отдельных зубчиков, зубцов ктенидиев и псевдосет, 2) выявить особенности строения ктенидиев в различных семействах блох и их возможную обусловленность паразито-хозяинными связями представителей данных таксонов, 3) установить возможное функциональное значение ктенидиев, 4) предложить гипотезу происхождения ктенидиев.

При анализе паразито-хозяинных связей отдельных таксонов нами использовались ранее опубликованные данные по этому вопросу (Медведев, 1996, 1997а, 1997б, 1998а, 1998б, 2000), а также информационно-аналитическая система по мировой фауне блох (ИАС PARHOST1). Сведения о системе PARHOST1 были опубликованы ранее (Медведев, Лобанов, 1999). Они также находятся на Web-сайте: http://www.zin.ru/Animalia/Siphonaptera/. Базы данных, используемых в статье, хранятся в лаборатории паразитологии Зоологического института РАН (ЗИН РАН).[1]

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Наличие и строение ктенидиев в различных семействах отряда изучалось на бальзамных препаратах на выборке видов, представляющих 80 % родов и подродов блох мировой фауны. Перечень этих таксонов был приведен ранее (Медведев, 1992). Недостающие сведения были дополнены литературными данными.

В сканирующем электронном микроскопе («Хитачи S-580») строение зубцов ктенидиев и отдельных зубчиков было исследовано у 20 видов 6 семейств: Pulicidae [*Ctenocephalides felis felis* (Bouche, 1835)]; Ischnopsyllidae [*Ischnopsyllus* (*I.*) *intermedius* (Roths., 1898); *I.* (*I.*) *variabilis* (Wagn., 1898); *I.* (*I.*) *plumatus* Ioff, 1946; *Myodopsylla insignis* (Roths., 1903)]; Ceratophyllidae [*Nosopsyllus* (*N.*) *consimilis* (Wagn., 1898); *N.* (*N.*) *fasciatus* (Bosc., 1800)]; Leptopsyllidae [*Amphipsylla schelkovnikovi* Wagn., 1909; *Ctenophyllus armatus armatus* (Wagn., 1901); *Frontopsylla* (*F.*) *semura* Wagn. et Ioff, 1926; *F.* (*F.*) *caucasica* Ioff et Argyropulo, 1934; *Odontopsyllus multispinosus* (Baker, 1898); *Leptopsylla taschenbergi* (Wagn., 1898); *L. segnis* (Schonh., 1811)]; Pygiopsyllidae [*Notiopsylla kerguelensis kerguelensis* (Tasch., 1880)]; Hystrichopsyllidae [*Ctenophthalmus* (*Paractenophthalmus*) *dolichus dolichus* Roths., 1913; *C.* (*C.*) *proximus* (Wagn., 1903); *Palaeopsylla soricis soricis* (Dale, 1878); *Hystrichopsylla talpae talpae* (Curt., 1826); *Stenoponia tripectinata tripectinata* (Traub., 1902)]. В сканирующем микроскопе были изучены также головные ктенидии жука *Platypsyleus castoris*.

Измерения промежутков между зубцами ктенидиев проводились между их вершинами. При промерах учитывались промежутки между зубцами, находящимися только на одной оптической плоскости. В частности, расстояния измерялись между первыми (считая снизу) 9 зубцами ктенидия пронотума. Рассчитывалось среднее арифметическое значение и среднее квадратичное отклонение (S_x) для каждого вида (см. таблицу). Для промеров ктенидиев были подобраны материалы по 17 видам блох из 7 семейств: Pulicidae [*Ctenocephalides f. felis*]; Ischnopsyllidae [*Ischnopsyllus* (*Hexactenopsylla*) *hexactenus* (Kol., 1856); *I.* (*H.*) *petropolitanus* (Wagn., 1898); *I.* (*Ischnopsyllus*) *intermedius*; *Thaumapsylla breviceps* Roths., 1907]; Ceratophyllidae [*Ceratophyllus garei* Roths., 1902; *Oropsylla silantievi* (Wagn., 1898)]; Leptopsyllidae [*Frontopsylla frontalis* (Roths., 1909); *Leptopsylla taschenbergi*; *Dolichopsyllus stylosus* (Bak., 1904)]; Pygiopsyllidae [*Acanthopsylla pavida* (Roths., 1916)]; Chimaeropsyllidae [*Macroscelidopsylla albertyni* DeMeilion et Marcus, 1958; *Chimaeropsylla potis potis* (Roths., 1911)]; Hystrichopsyllidae [*Rhadinopsylla li ventricosa* Ioff et Tiflov, 1946; *Rh. li li* Argyropulo, 1941; *Rh. li transbaikalica* Ioff et Tiflov, 1947; *Rh. li murinum* Ioff et Tiflov, 1946; *Paraty-*

---

[1] Автор выражает глубокую признательность А. Л. Лобанову за разработку программного обеспечения ИАС PARHOST1, А. Ю. Матову и М. В. Пасхиной — за помощь в подготовке таблиц ИАС.

Размеры расстояний (в мкм) между зубцами ктенидия пронотума груди блох, груди мухи *Penicilidia monoceras* и жука *Platypsyllus castoris*

Distances (mkm) between spines of comb on the pronotum of fleas, on the thorax of the fly *Penicilidia monoceras* and on the posterior margin of head in the beatle *Platypsyllus castoris*

Вид насекомых	Самцы					Самки				
	общее количество измерений	среднее арифметическое	min	max	среднее квадратичное	общее количество измерений	среднее арифметическое	min	max	Среднее квадратичное
Ctenocephalides felis						118	32.8	12.1	51.9	8.6
Acanthopsylla pavida	32	27.9	20.5	35.3	3.1	28	29.1	22.6	35.3	3.1
Chimaeropsylla potis	24	37.1	17.1	58.3	13.3					
Thaumapsylla breviceps	83	30.7	25	35.1	1.8	79	30.5	20.2	35.7	2.5
Ischnopsyllus hexactenus	86	16.3	13.4	19.1	1.2	108	17.2	12.2	21.4	1.7
I. petropolitanus	83	18	14.1	24.2	1.7	105	17.8	12.2	23.1	1.9
I. intermedius	60	16.1	13	18.3	1.2	100	15.7	12.7	18.8	1.2
Dolichopsyllus stylosus	27	35	27.3	44	4.2	16	38	31	48.1	4.3
Leptopsylla taschenbergi	95	25.6	18	36.8	3.6	226	24.1	13.2	34.5	4.1
Frontopsylla frontalis alatau	138	16.3	11	23.3	2.5	142	18	13.6	27.7	2.4
Ceratophyllus garei	206	21.8	15.3	29.9	2.4	207	22.9	16.6	30.5	2.5
Oropsylla silantievi	23	34.7	27.5	49.5	4.8	83	37.6	20.2	57.4	6.8
Rhadinopsylla li ventricosa	51	19.5	11.1	26.7	3.7	115	25.1	14.3	38.9	3.7
Rh. li li	12	31	23.9	40	6.2	12	30.6	19.5	38.9	5
Rh. li transbaikalica	12	25	16.2	37	7.7	10	35.1	26	44.9	6.1
Rh. li murinum	8	29	24.2	33.2	3.4					
Trichopsylloides oregonensis	18	26.5	21	29.4	2.2	18	31.7	23.1	42	5
Macropsylla albertyni	6	32.2	31	34.7	1.3	6	30.8	29.5	31	0.6
Penicillidia monoceras	18	34	22.1	46.8	7.8	18	34.8	21	52.4	8.7
Platypsyllus castoris	197	21.4	11.7	34.5	3.5	155	21.5	13.1	31.2	3.4

phloceras oregonensis Ewing, 1940; *Hystrichopsylla schefferi* Chapin, 1919 и *Trichopsylloides oregonensis* Ewing, 1938]. Кроме того, были сделаны промеры для ктенидиев мухи *Penicillidia monoceras* Speiser, 1900 (Nycteribiidae) и жука *Platypsyleus castoris*. В общей сложности было сделано 3511 промеров у 362 экз. насекомых.[2]

КТЕНИДИИ ГРУДИ И БРЮШКА БЛОХ

Типичная щетинка формируется из одной трихогенной клетки, а чашевидная ямка (альвеола), в которой помещается ее основание, — из тормогенной клетки. Щетинки обособлены от окружающего их кутикулярного покрова тела и благодаря подвижному сочленению с ним могут отклоняться в разные стороны. Щетинки могут иннервироваться, выполняя функцию органа чувств. Наряду со щетинками у насекомых известны многоклеточные выросты, или истинные зубцы (Snodrass, 1946).

Установлено (Rothschild, Traub, 1971), что у блох отдельные мелкие зубчики (spinelets) (*4*) и более крупные зубцы, образующие ктенидии (spines) (*5*), являются сильно модифицированными щетинками. Они, как и обычные щетинки, формируются из одной эпидермальной клетки. На стадии фаратной куколки в основании будущего зубца отмечено наличие хорошо заметных трихогенной и тормогенной клеток

---

[2] При проведении исследований были использованы коллекционные материалы ЗИН РАН, Национальной коллекции И. Г. Иоффа Ставропольского противочумного института Кавказа и Британского музея (Естественной истории). Автор выражает благодарность Г. В. Фарафоновой (МГУ) за переданные на изучение коллекционные материалы по мухам сем. Nycterebiidae.

(Rothschild e. a., 1986; fig. 200). Однако в дальнейшем из данного зачатка образуется широкий уплощенный зубец, основание которого в отличие от щетинки неподвижно слито с кутикулой (*5*, *6*). Щетинки могут утолщаться и укорачиваться, однако при этом их основание не сливается с наружной кутикулой тела блох (*7*, *8*).

Кроме щетинок, зубчиков и зубцов у блох известен еще один тип кутикулярных выростов — это псевдосеты (*9*). Последние представляют собой тонкие щетинкоподобные выросты, которые, как правило, расположены на внутренней поверхности воротничка мезонотума. В связи с изучением вопроса о происхождении зубчиков и зубцов заслуживает внимания гипотеза Джордана (Jordan, 1947) об их происхождении не из утолщенных щетинок, а из псевдосет.

Щетинки, зубчики и зубцы имеют хорошо выраженный внутренний канал, который продолжается внутрь стенки склерита, на котором они находятся. Основание структур этих типов вытянуто в виде небольшого отростка, называемого папиллой. Вершина папиллы помещается в полости той части канала щетинки, зубчиков и зубцов, которая расположена в стенке тела. Другой общей особенностью щетинок и зубцов является характер микроскульптуры их наружной поверхности, которая у них покрыта расположенными параллельно друг другу микрогребнями.

В отличие от щетинки, зубчика и зубца псевдосета не имеет папиллы, а ее внутренний канал, как правило, отсутствует. Наружная поверхность псевдосеты гладкая, т. е. микрогребни на ней отсутствуют. Внешне псевдосеты представляют собой как бы вырост кутикулы стенки тела, к которому, однако, так же как и к щетинке, подходит канал. К сожалению, особенности морфогенеза псевдосет не изучены и поэтому степень их сходства с зубцами и щетинками неясна. Тем не менее с большой степенью уверенности можно предположить, что псевдосеты представляют собой, так же как и зубцы, видоизмененные щетинки. Надо заметить, что образования, сходные с псевдосетами воротничка мезонотума, имеются и в других местах тела, например на отростке передней губы у блох летучих мышей трибы Ischnopsyllini (Ischnopsyllidae).

Обычно зубцы ктенидиев прикрепляются к склеротизованному валику, расположенному на заднем крае пронотума. У блох, не имеющих ктенидиев, задний край пронотума груди или тергита брюшка заканчивается воротничком. У воротничка между его наружной и внутренней стенками находится внутренняя полость. Внешняя поверхность обеих стенок воротничка снабжена типичными для наружной поверхности кутикулы микрогребнями. К переднему краю внутренней стенки воротничка прикрепляется межсегментная мембрана. Кпереди от воротничка стенки нотума груди или тергита брюшка может иметься склеротизованный валик. Он представляет собой утолщение на внутренней поверхности стенки нотума груди или тергита брюшка, расположенное под задним рядом щетинок. У блох, имеющих ктенидий на пронотуме груди, наружная и внутренняя стенки воротничка срастаются с данным валиком. Таким образом, у заднего края нотума переднегруди формируется единое образование, через стенку которого проходят каналы зубцов ктенидиев (*10*, *11*).

СТРОЕНИЕ КТЕНИДИЕВ У БЛОХ РАЗЛИЧНЫХ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ГРУПП

По данным Смита (Smit, 1972), около 80 % всех известных видов блох имеют развитые ктенидии. При этом головные ктенидии отсутствуют у 60 % видов блох, имеются только на пронотуме у 40 %, на голове и на пронотуме — у 40 % видов блох. Ктенидии на метанотуме и брюшных тергитах известны у представителей четырех семейств блох — Ischnopsyllidae, Hystrichopsyllidae, Stephanocircidae и Pygiopsyllidae. По данным того же автора, псевдосеты имеются не менее чем у 84 % всех видов блох.

С целью уточнения наличия или отсутствия зубчиков и зубцов ктенидиев груди и брюшка, а также особенностей их строения нами был проведен анализ этих признаков у представителей различных родов блох. В частности, было изучено строение воротничка, характер крепления зубцов к нему и пронотуму, наличие папилл в основании зубцов, ориентация канала зубцов ктенидия в стенке пронотума груди у блох различных надсемейств и инфраотрядов (Медведев, 1994, 1998б).

Инфраотряд Pulicomorpha

Для тела блох инфраотряда Pulicomorpha характерны как тенденция к его укорочению в целом, так и вытягивание сегментов груди в высоту. Компактизация тела в инфраотряде Pulicomorpha сопровождается такими относительно редкими для блох типами паразитизма, как полустационарный, стационарный и вкожный. Ктенидиев на пронотуме полностью лишены семейства Tungidae, Rhopalopsyllidae, Ancistropsyllidae, Vermipsyllidae и Coptopsyllidae. Отсутствие ктенидиев у представителей инфраотряда Pulicomorpha компенсируется большим развитием воротничка пронотума, налегающего сверху своим задним краем на мезонотум.

В инфраотряде Pulicomorpha ктенидии на пронотуме имеются у представителей ряда родов триб Archaeopsyllini и Spilopsyllini (Pulicidae). В трибе Spilopsyllini ктенидиев на пронотуме нет у родов *Actenopsylla* и *Ornithopsylla* — паразитов морских птиц, но в то же время они присутствуют у всех других родов этой трибы, паразитирующих на зайцевых. Наличие ктенидиев пронотума у паразитов зайцевых — блох трибы Spilopsyllini, а также паразитов насекомоядных и хищных — блох трибы Archaeopsyllini трудно объяснить каким-то особо подвижным образом жизни хозяев. Представители других трех триб сем. Pulicidae также характеризуются значительным разнообразием паразито-хозяинных связей.

Ктенидии блох сем. Pulicidae образованы более короткими, чем в других инфраотрядах, зубцами. Они расположены между высокими латеральными лопастями на задненижних углах пронотума. Размеры промежутков между зубцами ктенидиев большие и составляют более 30 мкм. Характерно для сем. Pulicidae и то, что размеры промежутков значительно варьируют. Состоящий из небольшого числа широко расставленных между собой зубцов ктенидий имеется на пронотуме груди у одного из двух родов сем. Malacopsyllidae — *Phthiropsylla*. У второго рода этого же семейства — *Malacopsylla* — они отсутствуют. Важно отметить, что виды обоих родов являются паразитами одной и той же группы хозяев — броненосцев. Своеобразие ктенидиев груди в семействах Pulicidae и Rhopalopsyllidae заключается также и в том, что их зубцы крепятся непосредственно к заднему краю пронотума, а их каналы видны почти полностью.

У родов *Archaeopsylla* и *Ctenocephalides* (триба Archaeopsyllini) внутренний валик в основании зубцов ктенидия не выражен, при этом, однако, воротничок имеет утолщенную внутреннюю стенку. Интересно также и то, что папиллы зубцов рода Ctenocephalides отличаются крупными размерами. В то же время внутренний валик в основании зубцов имеется у трибы Spilopsyllini. Судя по аналогичным примерам из других семейств отсутствие валика в основании ктенидия является, скорее всего, вторичным состоянием.

Отдельные зубчики на метанотуме груди и тергитах брюшка в инфраотряде Pulicomorpha отсутствуют у видов семейств Tungidae, Pulicidae, Malacopsyllidae, Vermipsyllidae и Coptopsyllidae. В сем. Rhopalopsyllidae зубчиков нет у родов *Ectinorus*, *Eritranius*, *Listronius*, *Parapsyllus* и *Panallius* из подсем. Parapsyllinae. В то же время они имеются на 1-м тергите брюшка у родов *Delostichus* и *Tetrapsyllus* того же подсемейства и на метанотуме груди и на тергитах брюшка — у всех представителей подсем. Rhopalopsyllinae. У рода *Ancistropsylla* из монотипного сем. Ancistropsyllidae имеются только отдельные зубчики, расположенные на наружной поверхности метанотума груди.

Таким образом, для инфраотряда Pulicomorpha характерно относительно слабое развитие ктенидиев на пронотуме груди. У представителей этого инфраотряда отдельные зубчики на метанотуме груди и тергитах брюшка могут быть и в случае отсутствия ктенидия на пронотуме груди.

Можно выдвинуть две гипотезы, объясняющие причину наличия ктенидиев у блох только двух из 5 известных триб сем. Pulicidae. Во-первых, можно предположить, что ктенидии в трибах Archaeopsyllini и Spilopsyllini могли возникнуть независимо друг от друга. Во-вторых, допустимо полагать, что они имелись у общего предка данного семейства, однако впоследствии у представителей одних триб они редуцировались, тогда как других, напротив, сохранились.

По нашим представлениям, блохи инфраотряда Pulicomorpha возникли от Coptopsylla-подобных предков (Медведев, 1996). Современные блохи рода *Coptopsylla* не имеют ктенидиев. Можно предположить, что предки сем. Pulicidae также не имели ктенидиев на пронотуме и что ктенидии у представителей его двух триб возникли вторично в связи с паразитированием на зайцеобразных, хищных и насекомоядных. Следовательно, паразитирование на грызунах, свойственное представителям как других триб сем. Pulicidae, так и других семейств инфраотряда Pulicomorpha (включая сем. Coptopsyllidae), не способствует развитию ктенидиев.

В пользу независимого происхождения ктенидиев у сем. Pulicidae могли бы указывать некоторые особенности их строения. Для инфраотряда Pulicomorpha известен пример наличия ложного гребня на пронотуме. Такой гребень имеется, в частности, у рода *Scolopsyllus* (Rhopalopsyllidae). Данное образование состоит из утолщенных шипообразных щетинок. Можно предположить, что из подобного ложного гребня возникли независимо друг от друга ктенидии у триб Archaeopsyllini и Spilopsyllini. Несмотря на вышеназванные доводы, более обоснованно, на наш взгляд, предположить, что ктенидии у триб Archaeopsyllini и Spilopsyllini были унаследованы от общего предка сем. Pulicidae. Данное предположение будет обосновано нами ниже.

Строение зубчиков и ктенидиев у инфраотрядов Pygiopsyllomorpha, Hystrichopsyllomorpha и Ceratophyllomorpha

У представителей инфраотрядов Pygiopsyllomorpha, Hystrichopsyllomorpha и Ceratophyllomorpha тело вытянутое, при этом длина каждого из сегментов груди превышает их высоту. Гибкость удлиненного тела обеспечивается подвижным соединением передне- и среднегрудных сегментов. Межсегментные мембраны этого соединения защищены снаружи зубцами ктенидия пронотума. В данных инфраотрядах ктенидии пронотума отсутствуют только у представителей отдельных родов, виды которых паразитируют на хозяевах из различных таксономических групп.

По нашим данным, общим признаком для инфраотрядов Hystrichopsyllomorpha и Pygiopsyllomorpha является то, что край метанотума груди и тергитов брюшка в основании зубчиков прямой, т. е. не имеет вырезки. У блох инфраотряда Ceratophyllomorpha зубчики расположены в углублениях на краях метанотума груди и тергитов брюшка.

Инфраотряд Hystrichopsyllomorpha

Большинство родов этого инфраотряда имеют ктенидии на пронотуме груди. Представители родов *Stenoponia* и *Hystrichopsylla* (Hystrichopsyllidae), *Macropsylla* и *Stephanopsylla* (Macropsyllidae) обладают ктенидиями из длинных зубцов, расположенными также и на тергитах брюшка. Зубчики у семейств Hystrichopsyllidae, Stephanocircidae и Macropsyllidae, родов *Cryptopsylla* и *Praeopsylla* из сем. Chimaeropsyllidae находятся на тергитах брюшка, но отсутствуют на воротничке метанотума груди.

На пронотуме ктенидии отсутствуют только у представителей отдельных родов инфраотряда Hystrichopsyllomorpha. Например, в африканском сем. Chimaeropsyllidae их нет у монотипных родов *Cryptopsylla* (блохи этого рода лишены также и зубчиков на метанотуме груди и на тергитах брюшка) и *Praeopsylla*. Эти блохи известны соответственно с землекоповых (Bathyergidae) и африканских мышей. Следует отметить, что на землекоповых паразитируют также блохи родов *Ctenophthalmus* и *Dinopsyllus* (Hystrichopsyllidae), имеющие как ктенидии на пронотуме, так и зубчики на тергитах брюшка.

В сем. Hystrichopsyllidae ктенидии отсутствуют у родов *Anomiopsyllus* и *Wenzella*. Род *Anomiopsyllus* входит в трибу Anomiopsyllini, насчитывающую 7 родов. Их представители паразитируют на хомяковых Нового Света (Sigmodontiae) и имеют ктенидии на пронотуме, за исключением только рода *Anomiopsyllus*. Блохи рода *Wenzella* (подсем. Rhadinopsyllini), резко выделяющегося в пределах подсемейства особыми чертами строения, лишены как ктенидия на пронотуме, так и зубчиков на метанотуме груди и тергитах брюшка. Их хозяевами являются мешотчатые прыгуны (Heteromyidae), сходные по образу жизни с тушканчиковыми. Кроме рода *Wenzella* на мешотчатых прыгунах паразитируют также блохи родов *Thrassis* (Ceratophyllidae), *Meringis* и *Carteretta* (Hystrichopsyllidae), у которых на пронотуме имеется нормально развитый ктенидий. Однако у рода Meringis зубчики на метанотуме груди и тергитах брюшка отсутствуют, тогда как у прочих родов трибы Neopsyllini они на этих склеритах имеются.

В сем. Hystrichopsyllidae и Chimaeropsyllidae преобладают роды, у представителей которых полость каналов зубцов ктенидия пронотума видна частично. Внутренний валик на пронотуме груди блох этих семейств направлен книзу или кзади. В сем. Macropsyllidae у видов родов *Macropsylla* и *Stephanocircus* зубцы ктенидиев прикрепляются к краю нотумов и тергитов, каналы зубцов не видны, заметны только их отверстия.

Отклонения в положении основания зубцов на крае пронотума груди или тергитах брюшка в сем. Hystrichopsyllidae отмечены только у паразитов африканских мышиных — афротропического рода *Listropsylla*. Этот своеобразный род выделен в самостоятельное монотипное подсемейство. Кроме того, нетипичное для блох этого семейства положение зубцов отмечено у паразитов кротов родов *Scapanus* и *Neurotrichus* — рода *Corypsylla* и паразитов азиатской бурозубки рода *Soriculus* — блох рода *Xenodaeria*. Кроме того, блохи этих родов имеют своеобразное строение воротничка пронотума груди. В частности, у родов *Listropsylla* и *Corypsylla* на месте валика имеется воротничок, у рода *Xenodaeria* задний край нотума видоизменен в склеротизованный выступ.

Инфраотряд Pygiopsyllomorpha

Особенностью блох надсем. Pygiopsylloidea является сильное развитие внутреннего валика пронотума, который направлен кпереди. В основании зубцов ктенидия пронотума видны только отверстия их каналов. У надсем. Pygiopsylloidea зубчики отсутствуют на метанотуме и на 1-м тергите брюшка. В инфраотряде Pygiopsyllomorpha нет ктенидиев на пронотуме у паразитов вомбатов — рода *Lycopsylla* и паразитов птиц — рода *Notiopsylla*. Вомбаты — одна из групп сумчатых, ведущих ночной образ жизни. На них паразитирует также ряд видов рода *Echidnophaga* (Pulicidae), которые также лишены ктенидиев.

Инфраотряд Ceratophyllomorpha

Внутренний валик на заднем крае пронотума груди блох сем. Ceratophyllidae и Leptopsyllidae наклонен кпереди, в основании зубцов у ктенидия видны только отверстия их каналов. В сем. Ceratophyllidae внутренний валик на пронотуме груди отсутствует у паразитов арктических и антарктических птиц — родов *Glaciopsyllus* и *Mioctenopsylla*, в сем. Leptopsyllidae — паразитов алтайского цокора — рода *Brachyctenonotus*.

У сем. Ceratophyllidae, Leptopsyllidae (кроме родов *Peromyscopsylla* и *Sigmactenus*), а также африканского сем. Xiphiopsyllidae в основании зубчиков имеются неглубокие выемки. Зубчики сем. Ceratophyllidae, Leptopsyllidae и Xiphiopsyllidae расположены на 1—4-м тергитах брюшка, однако у отдельных родов подсем. Leptopsyllinae зубчики могут быть и на 5—6-м тергитах (при этом они часто отсутствуют у представителей одного из полов). У сем. Xiphiopsyllidae на метанотуме груди зубчики отсутствуют. Неясна причина полного отсутствия зубчиков на метанотуме и тергитах брюшка у паразита тушканчиков монотипного рода *Desertopsylla* (Leptopsyllidae). У других паразитов тушканчиков из близкого к этому роду рода *Mesopsylla* такие зубчики имеются.

В сем. Ceratophyllidae в таких родах, как *Citellophilus* и *Mioctenopsylla*, основания зубцов ктенидия крепятся непосредственно к краю пронотума груди. У рода *Glaciopsyllus* на внутренней поверхности воротничка пронотума и тергитов брюшка находятся псевдосеты. Уникальные признаки строения родов *Glaciopsyllus* и *Mioctenopsylla* явно связаны с их паразитированием на морских птицах в условиях арктического и антарктического климата.

В сем. Leptopsyllidae зубцы ктенидия пронотума груди прикрепляются к его заднему краю у паразитов алтайского цокора — рода *Bryctenonotus*. У этого рода также отсутствуют зубчики на метанотуме и тергитах брюшка. Этот род отличается также и другими особенностями строения имаго, обусловленными, вероятно, подземным образом жизни хозяина.

Внутренний валик пронотума груди сем. Ischnopsyllidae направлен книзу или кзади, полости каналов зубцов его ктенидия видны сбоку почти полностью. Сем. Ischnopsyllidae выделяется среди других семейств блох наибольшим разнообразием в строении ктенидиев. Гребни у этого семейства имеются не только на пронотуме груди, но и на ее метанотуме. У родов *Ischnopsyllus*, *Rothschildopsylla*, *Hormopsylla*, *Alectopsylla*, *Porribius*, *Serendipsylla* ктенидии из длинных зубцов кроме пронотума груди могут быть и на тергитах брюшка, а у рода *Chiropteropsylla* — на заднем крае метэпимеры. У рода *Nycteridopsylla* на заднем крае 7-го тергита брюшка присутствует своеобразный ложный ктенидий из уплощенных щетинок. Особенностью сем. Ischnopsyllidae является и то, что внутренняя поверхность зубцов их ктенидиев плоская, тогда как у блох других семейств она выпуклая или имеет гребневидную форму. Зубцы ктенидиев у ряда родов сем. Ischnopsyllidae прикрепляются к краю нотумов груди и тергитов брюшка, а не к их внутренней поверхности.

ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ КТЕНИДИЕВ ПРОНОТУМА И БРЮШКА

Исследования связи признаков строения ктенидиев пронотума груди блох с особенностями шерстного покрова их хозяев ранее проводились в двух направлениях. Первое из них было связано с выявлением особенностей формы зубцов и строения ктенидиев, второе — с поиском корреляций размеров промежутков между зубцами ктенидиев и диаметром волос хозяина.

Строение гребней пронотума груди и его связь с особенностями наружных покровов и образом жизни хозяев исследовались Даннетом (Dunnet, 1950), Хопкинсом (Hopkins, 1957), Траубом (Traub, 1969, 1972a, b, 1977, 1980), Траубом и Эвансом (Traub, Evans, 1967). Хемфри (Humphries, 1967) был первым, кто сопоставил размер промежутков между вершинами зубцов у 16 видов блох фауны Великобритании с диаметром волосков шерсти их хозяев. Он пришел к выводу, что гребни пронотума груди, играя роль заякоривающегося устройства, препятствуют удалению блохи хозяином с собственного тела. Хемфри не учитывал возможных половых различий в строении ктенидиев пронотума и сравнивал только средние промежутки между зубцами с вариационным размахом диаметра волос хозяев.

Смит (Smit, 1972) обратил внимание на то, что характерной особенностью блох является вторичное подразделение их тела на две гибко соединенные между собой части: с одной стороны, это тесно соединенные друг с другом голова и переднегрудь, с другой — средне- и заднегрудь, а также брюшко. Ктенидий на заднем крае пронотума груди, по предположению Смита, должен прикрывать снаружи межсегментную мембрану между передне- и среднегрудью. Таким образом, Смит утверждал, что функции гребней пронотума груди состоят не в «захвате» волосков при попытке хозяина освободиться от блох, а только в защите подвижного сочленения переднего и среднего грудных сегментов. Эту точку зрения поддержал Маршалл (Marshall, 1980), указав на тот факт, что ни разу не было обнаружено волосков хозяина, застрявших среди зубцов ктенидия.

На наш взгляд, действительно существует опасность «затягивания» волосков между подвижными элементами скелета, которые широко отстоят друг от друга и соединены мембранами. В частности, такие места имеются кроме соединения между пронотумом и мезонотумом также и между основанием коксы передней ноги с одной стороны, проплевростерной и нижним краем головы — с другой. Данные места сочленений явно требуют дополнительной защиты, например с помощью плоских зубцов, отводящих в сторону скользящие удары волос шерсти хозяина. С предохранением сочленений различных частей тела блохи связана его компактизация. Она состоит в том, что размеры сегментов уменьшаются, а их сочленение становится более тесным, как например у блох инфраотряда Pulicomorpha.

Гипотеза Смита не объясняет причины наличия ктенидиев на тергитах брюшка у блох отдельных родов. В данном случае нет необходимости в дополнительной защите сочленения тергитов и стернитов брюшка, поскольку они, плотно налегая друг на друга, полностью закрывают снаружи межсегментные соединительные мембраны. Не оказывает существенного влияния на степень «открытости» межсегментных мембран и увеличение размеров брюшка у самок с крупными ооцитами. На наш взгляд, в ряде случаев наличие ктенидиев на тергитах брюшка объясняется адаптацией «блох шерсти» к быстрому и маневренному перемещению в шерсти хозяина. Общее удлинение и утончение тела, свойственное, например, паразитам рукокрылых из сем. Ischnopsyllidae, требует придания большей жесткости тергитам брюшка. Соответственно у блох ряда родов этого семейства имеются ктенидии на брюшке. По форме узкой килевидной головы и удлиненных сегментов брюшка с блохами сем. Ischnopsyllidae сходны паразиты австралийских крыс и сумчатых — блохи сем. Macropsyllidae, у которых также имеются брюшные ктенидии.

В то же время у блох ряда других родов сем. Ischnopsyllidae, являющихся также «блохами шерсти», ктенидии тергитов брюшка отсутствуют. Брюшные ктенидии имеются, однако, у «блох гнезда» из родов *Stenoponia* и *Hystrichopsylla* (Hystrichopsyllidae). Объяснить их наличие адаптацией к определенному хозяину в данном случае нельзя, так как виды рода *Hystrichopsylla* встречаются на широком круге грызунов и кротах, а виды рода *Stenoponia* — на полевках и песчанках. Возможно, наличие брюшных ктенидиев может быть как-то связано с крупными размерами видов. Виды родов *Stenoponia* и *Hystrichopsylla* достигают в длину 5—6 мм. Однако и размеры блох также не имеют однозначной связи с наличием или отсутствием ктенидиев на тергитах брюшка. Так, например, паразиты американских бобровых белок — рода *Dolichopsyllus* (Leptopsyllidae) — также достигают в длину 5 мм. На тергитах брюшка ктенидии у них отсутствуют, тогда как у другого паразита бобровых белок — *Hystrichopsylla schefferi*, наиболее крупного из всех известных, они имеются. Интересно отметить, что зубчики на тергитах брюшка у единственного представителя рода *Dolichopsyllus* — *D. stylosus* — сильно увеличены и хорошо пигментированы.

Другое направление исследований ктенидиев пронотума груди и тергитов брюшка состоит в изучении количественных корреляций величины промежутков между их зубцами и диаметром волос шерсти хозяина (Amin, 1974; Amin e. a., 1974; Amin, Sewell, 1977; Amin, 1982; Amin, Wagner, 1983). В работе Амина и Вагнера были приведены данные о варьировании промежутков между зубцами ктенидиев пронотума у 8 видов трех семейств (Pulicidae, Hystrichopsyllidae и Ceratophyllidae), а также о диаметре волос шерсти их хозяев. Диаметр волос хозяев замерялся на их голове, шее, спине и брюшной стороне. В результате авторы пришли к выводу о близком соответствии промежутков между зубцами ктенидиев пронотума груди и диаметром шерсти их хозяев.

Учитывая ранее полученные результаты, мы провели выборочные замеры промежутков между зубцами ктенидия пронотума у представителей различных семейств. Изученные нами 12 видов блох относятся к 4 группам. В первую из этих групп входят паразиты рукокрылых из сем. Ischnopsyllidae, к трем другим относятся виды — специфические паразиты птиц, сурков и бобровых белок (аплодонтий) из различных семейств. Блохам аплодонтий к тому же свойственно значительное различие в размерах.

Известно, что общая особенность видов, являющихся паразитами птиц, состоит в увеличении количества зубцов на пронотуме груди. Этим они отличаются от других видов блох из тех же родов, являющихся паразитами грызунов. Смит (Smit, 1972) полагал, что птичий пух не травмирует блох. По его мнению, на блох не оказывают влияния также перья. Их диаметр близок к общим размерам блох или его превосходит. В связи с этим Смит указывал, что у блох млекопитающих с очень грубыми и иглообразными волосами ктенидии пронотума также отсутствуют или находятся на пути редукции. Так, ктенидий на пронотуме груди отсутствует у блох ехидны (*Bradiopsylla echidnae*) и слабо развит у блох ежа (*Archaeopsylla erinacei*). Смит также предполагал, что птичьи блохи не нуждаются в высокой степени подвижности сочленения между передне- и среднегрудью. Из этого следовало, что ктенидии пронотума у птичьих блох имеют тенденцию к постепенному укорочению и полной редукции, чем он объяснял отсутствие ктенидиев у блох (видимо, он имел в виду роды *Parapsyllus*, *Listronius*, *Notiopsylla*, *Ornithopsylla* и *Actenopsylla*), связанных длительными коэволюционными связями с древними отрядами морских птиц. Увеличение же числа зубцов в ктенидии, свойственное также птичьим блохам, объясняется, по мнению Смита, необходимостью компенсации недостающей длины воротничка пронотума.

Паразиты птиц являются «блохами гнезда», т. е. они относительно слабо связаны с покровами прокормителя. Характерно, что расстояния между зубцами ктенидиев у блох птиц сильно колеблются. Так, у паразита широкого круга видов птиц *Ceratophyllus garei* (Ceratophyllidae) оно составляет 30 ± 2.48 мкм, у паразита каменки — *Frontopsylla frontalis* (Leptopsyllidae) — 16 ± 2.47 (для сравнения следует указать, что у блох лесной мыши *Leptopsylla taschenbergi* эти промежутки составляют 24 ± 4.14 мкм). Следует заметить, что *Ceratophyllus garei* и *Frontopsylla frontalis* незначительно отличаются по числу зубцов на пронотуме (более 24 у первого вида и более 28 — у второго).

В сем. Ischnopsyllidae были подробно изучены 4 вида двух родов. Установлено, что у трех видов рода *Ischnopsyllus* промежутки между зубцами ктенидиев на пронотуме и тергите брюшка приблизительно одинаковые: они составляют в среднем 15—17 мкм и соответствуют диаметру пуховых волос летучих мышей, равному 12—19 мкм (здесь и далее данные по диаметру волос хозяев приводятся по: «Руководство...», 1988). Следует заметить, что виды *Ischnopsyllus (Hexactenopsylla) hexactenus* и *I.* (*H.*) *petropolitanus* таксономически очень близки. Они — специфические паразиты ушанов (*Plecotus auritus* и *P. austriacus*). Третий вид, *Ischnopsyllus intermedius*, принадлежит к подроду — *Ischnopsyllus*. Он паразитирует на прудовой ночнице (*Myotis dasycneme*). Для сравнения с данными по блохам нами было проведено измерение расстояния между вершинами утолщенных щетинок мухи *Penicillidia monoceras* (Nycteribiidae), также являющейся паразитом ушанов и прудовой ночницы. У мух промежутки между зубцами ктенидия, расположенными на тергитах брюшка, в 2 раза больше, чем у блох. Они составляют в среднем 34.8 ± 8.7 мкм у самок, 33 ± 7.8 мкм у самцов. Сходные размеры (30 ± 2.47 мкм) промежутков между зубцами пронотума груди имеют паразиты крыланов — блоха *Thaumapsylla breviceps*. Диаметр пуховых волос у крыланов варьирует от 19 до 54 мкм.

Нами была также изучена группа блох паразитов сурка. Диаметр волос сурка составляет более 120 мкм. У «блохи гнезда», но с сильным тяготением к хозяину *Oropsylla silantievi* (Ceratophyllidae) средний промежуток между зубцами у самцов равен 34 ± 4.8, у самок — 37 ± 6.8 мкм. У другого специфического паразита сурков — более типичной «блохи гнезда» *Rhadinopsylla li ventricosa* (Hystrichopsyllidae) эти промежутки между зубцами много меньше: у самцов они составляют 19 ± 3.2, у самок — 25 ± 3.7 мкм. У других изученных подвидов *Rh. li*, не паразитирующих на сурках, эти промежутки колеблются от 25 до 35 мкм.

Специфическими паразитами североамериканского горного бобра (*Aplodontia rufa*) из реликтового сем. Aplodontidae являются 4 вида из двух семейств: *Dolichopsyllus stylosus* (Leptopsyllidae) и *Paratyphloceras oregonensis*, *Hystrichopsylla schefferi* и *Trichopsylloides oregonensis* (Hystrichopsyllidae). Тело блох первых трех видов достигает 6 мм, четвертого — имеет обычные для блох размеры, равные 2—3 мм. Соответственно у более крупных первых трех видов промежутки между зубцами колеблются от 35 до 48 мкм, у *T. oregonensis* — от 26 до 31 мкм (надо отметить, что у данного вида промеры были сделаны только у двух особей). У имеющих крупные размеры *Dolichopsyllus stylosus*, *Paratyphloceras oregonensis* и *Hystrichopsylla schefferi* зубцы ктенидия короче наибольшей длины переднегруди (длины проплевростерны): соотношение их длин равняется: 1 : 2.8—3.3. У *T. oregonensis* это же соотношение равно 1 : 2.6, т. е. зубцы ктенидия относительно длиннее. К сожалению, мы не располагаем данными относительно образа жизни паразитов бобровых белок, поэтому данный пример трудно прокомментировать.

Таким образом, промежутки между зубцами ктенидия пронотума груди неодинаковы у разных видов блох, обитающих на одном и том же хозяине. Данное обстоятельство может быть объяснено тем, что виды блох локализуются на участках тела хозяина с различным диаметром волос. Судя по данным, приведенным Амином и Вагнером (Amin, Wagner, 1983), у сурков в среднем наиболее тонкие волоски находятся на шее, более толстые — на голове и брюшной поверхности. Наиболее же толстые волоски у сурков сосредоточены на спине. Вероятно, этими особенностями шерстного покрова сурков объясняются различия в расстояниях промежутков между зубцами ктенидия их блох. Различия в размерах между зубцами блох рода *Ischnopsyllus* и мух рода *Penicillidia* могут быть также связаны с локализацией на ушанах и прудовой ночнице данных видов эктопаразитов. Так, блохи сем. Ischnopsyllidae тяготеют к дорсальной поверхности шеи хозяина, где находятся наиболее тонкие волосы. Мухи-никтеребииды, напротив, активно перемещаются по всему телу летучих мышей. Расстояние между зубцами их ктенидиев соответственно должно коррелировать с диаметром волос на всем теле.

Различия в расстояниях между зубцами ктенидиев у видов-паразитов одного хозяина могут быть обусловленными также длительностью их нахождения на хозяине и степенью специфичности того или иного вида блох. Так, в примере с паразитами сурков у блох, близких по образу жизни к «блохам шерсти», расстояние между зубцами больше, чем у видов, являющихся более типичными «блохами гнезда». На примере блох паразитов птиц можно также предположить, что у видов с широким кругом хозяев расстояние между зубцами больше, чем у видов с более узкой специфичностью. Вероятно, степень корреляции этих параметров зависит также от длительности периода сосуществования, или коэволюции, отдельных видов блох и хозяев. В отдельных семействах блох эти промежутки в среднем будут приблизительно одинаковые, т. е. могут быть обусловленными чертами строения, унаследованными от их общего предка.

При попытке хозяина освободиться от блох этому может препятствовать «застревание» в ктенидии наиболее тонких, вероятно пуховых, волосков. По отношению к более крупным волосам (остевым и кроющим) ктенидии выполняют защитную функцию, отводя их в сторону от наиболее уязвимого сочленения тела. Судя по данным табл. 1 и 2 (см.: Amin, Wagner, 1983) в целом вариации диаметра волос хозяев много шире (от 10 до 134 мкм), чем вариации промежутков между зубцами ктенидия пронотума блох (от 16 до 45 мкм). Значения последних перекрываются только со значениями диаметра наиболее тонких волос. В связи с этим все же более предпочтительным, на наш взгляд, является предположение о защитной функции ктенидиев, прикрывающих своими зубцами наиболее уязвимые места тела блох от всех типов волос, включая наиболее тонкие. Если бы зубцы ктенидиев служили «заякориванию» блох в шерсти, то расстояния между ними должны быть больше, чем они есть на самом деле. Так, вероятность застревания паразита при попытке его удаления хозяином была бы выше.

Жесткие склеротизованные зубцы ктенидия, возможно, могут препятствовать чрезмерному изгибу тела блох при их вычесывании хозяином. Валик в основании зубцов пронотума усиливает сопротивление стенок пронотума при боковом сжатии блохи в момент скусывания хозяином. Возможно, эту же функцию выполняют и брюшные ктенидии, поскольку сегменты брюшка тесно соединены друг с другом. Следует принимать также во внимание продолжительность пребывания блох на теле хозяина и необходимость их адаптации (в особенности «блох гнезда») к условиям нахождения вне прокормителя. Микрочастицы грунта гнезда, элементы подстилки также могут оказывать воздействие на покровы блох и места сочленения частей их скелета.

В заключение этого раздела необходимо обсудить вопрос о наличии полового диморфизма в расстояниях между зубцами ктенидиев пронотума. Обнаружено, что у ряда видов расстояние между зубцами ктенидиев у самок больше, чем у самцов. Статистически достоверны различия между самками и самцами у *Trichopsylloides oregonensis* (уровень значимости более 0.01 %), *Frontopsylla frontalis alatau*, *Ceratophyllus garei*, *Ischnopsyllus hexactenus* (уровень значимости более 0.1 %), *Leptosylla taschenbergi* (уровень значимости более 1 %) и *Ischnopsyllus intermedius* (уровень значимости более 5 %). У других исследованных нами видов различия между самками и самцами оказались недостоверны. Интересен факт отсутствия полового диморфизма у *Ischnopsyllus petropolitanus* и, напротив, его наличия у другого близкого к нему вида — *I. hexactenus*. Причину данного факта, вероятно, следует объяснить малым адаптивным значением признака.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ КТЕНИДИЕВ

Наличие ктенидиев у блох изначально объяснялось их паразитированием на млекопитающих (Rothschild, 1916). Считается также, что предок блох не имел гребней (Rothschild, Traub, 1971).

Можно выдвинуть три гипотезы происхождения зубчиков и зубцов ктенидиев у блох. Первая из них состоит в том, что зубцы произошли из псевдосет, вторая — из модифицированных щетинок ложных ктенидиев. Обе гипотезы исходят из того, что отдельные зубчики и зубцы ктенидиев формируются из образований, присущих современным блохам. На такой основе ктенидии могли бы возникать независимо и многократно у представителей различных таксонов блох, и в частности таких, как трибы Archaeopsyllini и Spilopsyllini. Наконец, можно предположить, что зубчики и зубцы могли произойти из претерпевших значительные изменения щетинок, не представленных у современных блох.

Джордан (Jordan, 1947) полагал, что псевдосеты, расположенные под воротничком мезонотума груди, являются зачатком его ктенидия. Джордан обратил внимание на наличие у отдельных экземпляров некоторых видов блох утолщенных шипообразных псевдосет под воротничком мезонотума. Соответственно, по мнению Джордана, ктенидии и на других сегментах груди и брюшка могли возникнуть из подобных утолщенных псевдосет. Однако у отдельных особей (в частности, блох рода *Mioctenopsylla*) на месте зубцов ктенидия вследствие их редукции формируются псевдосетоподобные образования. На основании этого Смит (Smit, 1972) пришел к заключению, что псевдосеты являются редуцированными зубцами, а не зачатками будущего ктенидия.

Необычный пример положения псевдосет на теле блох можно видеть у паразитов морских птиц — представителей антарктического рода *Glaciopsyllus*. Первоначально

Смит и Даниет (Smit, Dunnet, 1962) рассматривали наличие псевдосет на других сегментах у блох рода *Glaciopsyllus* как уникальную для отряда адаптацию к условиям обитания при низких температурах. Но позднее Смит (Smit, 1972) пришел к выводу, что псевдосеты являются редуцированными зубцами ктенидия. Отсюда следует, что на мезонотуме блох, и в частности рода *Glaciopsyllus*, некогда имелся свой ктенидий. В дальнейшем, по мнению Смита, он был утрачен в связи с формированием более тесного соединения между средне- и заднегрудью. Последние у блох представляют собой единый функциональный комплекс, обеспечивающий прыжок блох.

Мы полагаем, что если псевдосеты на пронотуме груди блох рода *Glaciopsyllus* и можно было бы рассматривать как рудименты ктенидия (он свойствен всем родам сем. Ceratophyllidae), то псевдосеты на метанотуме и тергитах брюшка надо признать в любом случае новообразованиями. Ктенидиев у представителей этого семейства на этих сегментах тела никогда не отмечалось. Скорее всего, процесс возникновения псевдосет из щетинок происходил независимо от такового формирования из них зубцов.

На наш взгляд, особенности строения самих зубцов и зубчиков, их наличие или отсутствие у отдельных родов из различных семейств, свидетельствуют о том, что они не могли возникнуть из псевдосет. По нашим уточненным данным, псевдосеты на внутреннем воротничке мезонотума отсутствуют у таких высокоспециализированных семейств, как Tungidae и Pulicidae. В сем. Rhopalopsyllidae их нет у подсем. Rhopalopsyllinae и рода *Parasyllus* из подсем. Parapsyllinae. У представителей, относящихся к семействам из других инфраотрядов, псевдосеты не обнаружены у родов *Anomiopsyllus*, *Delotelis* (Hystrichopsyllidae), *Cryptopsylla* (Chimeropsyllidae), *Bradiopsylla* (Lycopsyllidae) и *Notiopsylla* (Pygiopsyllidae). У большинства этих таксонов нет и ктенидия на пронотуме груди (кроме рода *Delotelis* и блох вышеназванных триб сем. Pulicidae). Однако ни у кого из них не обнаружено на месте зубцов пронотума псевдосет.

Вторая из рассматриваемых нами гипотез исходит из того, что зубчики и зубцы являются производными утолщенных щетинок, свойственных современным блохам. Однако при этом следует определить, из какого именно ряда щетинок могли бы возникнуть ктенидии. У всех известных блох ближайшим к заднему краю нотумов груди и тергитов брюшка является так называемый основной ряд щетинок. Кзади от него щетинки на этих склеритах отсутствуют. Отличительная особенность основного ряда от других рядов щетинок состоит в том, что образующие его крупные длинные щетинки чередуются с тонкими короткими волосками. Аналогичный ряд щетинок имеется и на заднем крае головы, на котором никогда не бывает ктенидиев (на этот факт обращал еще внимание Джордан).

Ложные гребни возникают из щетинок основного ряда. На это указывает пример возникновения такого гребня у паразитов ночниц из рода *Myodopsylla*. Между утолщенными и сближенными между собой щетинками ложного гребня у этих блох имеются короткие вставочные волоски, присущие основному ряду. Кутикулярный отдел утолщенных щетинок ложного гребня не срастается с кутикулой стенок склеритов (*12*). Этим они отличаются от неподвижно слитых с телом зубцов ктенидиев. Поскольку основные ряды щетинок имеются на всех сегментах тела у всех без исключения современных блох, то можно заключить, что ктенидии не могли возникнуть из них. Таким образом, среди щетинок современных блох нельзя указать те, из которых могли бы возникнуть зубчики или зубцы.

Современные представители отряда блох — высокоспециализированная группа кровососущих эктопаразитов, отличающаяся значительным единообразием строения. Их особенностью является то, что сегменты их груди и брюшка, не имея задней стенки, вытянуты в виде воротничка, налегающего на следующий сегмент. Напротив, передние края нотумов груди, тергитов и стернитов брюшка склеротизованы или снабжены поперечными гребнями — фрагмами. Вследствие отсутствия задней стенки сегментов груди и брюшка они могут частично вдвигаться внутрь друг друга.

Однако у дальних предков блох сегменты груди и брюшка имели заднюю стенку с присущими ей щетинками. В дальнейшем, по мере редукции задней стенки, ее щетинки постепенно сдвигались к краю воротничка, образовавшегося на нотуме груди, а также на тергитах и стернитах брюшка. Воротничок в свою очередь укорачивался и склеротизировался. Оказавшиеся у заднего края склеротизованного воротничка щетинки могли претерпевать более глубокие изменения, чем те, которые имеют место быть при образовании у современных блох ложных гребней. Они могли, в частности, уплощаться в дорсовентральном и утолщаться в латеральном направлениях. Далее они врастали в стенку воротничка, утрачивая свою подвижность. Данное предположение отчасти подтверждается тем, что отдельные зубчики у большинства родов расположены не непосредственно на краю воротничка, а под ним — на его внутренней стороне. В свете предлагаемой нами гипотезы псевдосеты блох (также не имеющие подвижного соединения с телом) могут рассматриваться в качестве примера иного направления видоизменения щетинок задней стенки сегментов груди и брюшка.

Ктенидий, имевшийся на пронотуме предка блох, в дальнейшем утрачивался независимо в различных семействах. Это и обусловило отмечаемую особенность распределения ктенидиев по различным таксонам блох. Наша точка зрения совпадает с мнением Вагнера относительно головных ктенидиев блох. Он полагал: «Возможно, что ротовой, щечный и антеннальный ктенидии являются остатком исходного ктенидия, который проходил горизонтально вдоль всего нижнего края головы над щечной лопастью и вертикально вплоть до кромки усиковой ямки. Род *Macropsylla* имеет этот тип ктенидия и ряд других примитивных черт» (Wagner, 1939, р. 17).

В итоге следует заключить, что наличие или отсутствие зубчиков и зубцов ктенидиев, особенности их строения в различных таксонах блох не могут быть следствием приспособления к современным условиям паразитирования на том или ином хозяине. Только некоторые из особенностей ктенидиев, носящих характер редукции черт их исходного плана строения, связаны с обитанием блох в условиях приполярного климата или исключительно подземного образа жизни хозяев. В большинстве же случаев причины отсутствия ктенидиев у отдельных родов или их наличия у других родов, обитающих на одном и том же хозяине, неясны. Можно лишь только предполагать, что эти различия являются следствием адаптаций к обитанию на разных участках тела или длительности нахождения в гнезде и на прокормителе видов данного таксона.

Отряду блох присуща значительная стабильность общего плана строения ктенидиев. Признаки строения зубчиков и зубцов ктенидиев являются во многом следствием наличия единой наследственной основы, присущей тому или иному таксону блох и его ближайшим предкам.

Настоящее исследование выполнено при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 99-04-49666, и частичной поддержке Международного научного фонда Дж. Сороса (грант j28100).

Список литературы

Медведев С. Г. Строение эдеагуса блох (Siphonaptera). I // Энтомол. обозр. 1992. Т. 71, вып. 3. С. 510—522.

Медведев С. Г. Морфологические основы классификации отряда блох (Siphonaptera) // Энтомол. обозр. 1994. Т. 73, вып. 1. С. 22—43.

Медведев С. Г. Географическое распространение семейства блох (Siphonaptera) // Энтомол. обозр. 1996. Т. 75, вып. 4. С. 815—833.

Медведев С. Г. Паразито-хозяинные связи семейств блох (Siphonaptera). I // Энтомол. обозр. 1997а. Т. 76, вып. 2. С. 318—336.

Медведев С. Г. Паразито-хозяинные связи семейств блох (Siphonaptera). II // Энтомол. обозр. 1997б. Т. 76, вып. 4. С. 755—769.

Медведев С. Г. Фауна и паразито-хозяинные связи блох (Siphonaptera) Палеарктики // Энтомол. обозр. 1998а. Т. 77, вып. 2. С. 295—314.

Медведев С. Г. Классификация отряда блох (Siphonaptera) и ее теоретические предпосылки // Энтомол. обозр. 1998б. Т. 77, вып. 4. С. 916—934.

Медведев С. Г. Фауна и паразито-хозяинные связи блох (Siphonaptera) различных зоогеографических областей мира. I // Энтомол. обозр. 2000. Т. 79, вып. 2. С. 341—374.

Медведев С. Г., Лобанов А. Л. Информационно-аналитическая система по мировой фауне блох (Siphonaptera) (итоги и перспективы развития) // Энтомол. обозр. 1999. Т. 78, вып. 3. С. 732—748.

Руководство по изучению кожного покрова млекопитающих. М., Наука, 1988. 280 с.

Amin O. M. Comb variations in the rabbit flea, Cediopsylla simplex (Baker) // J. Med. Etomol. 1974. Vol. 11, N 2. P. 227—230.

Amin O. M. The significance of pronotal comb patterns in flea-host lodging adaptations // Wiadomosci parazytologiczne. 1982. T. 28, N 1—2. P. 93—94.

Amin O. M., Wells T. R., Gately H. L. Comb variations in the cat flea, Ctenocephalides f. felis (Bouche) // Ann. Entomol. Soc Am. 1974. Vol. 67, N 6. P. 831—834.

Amin O. M., Sewell R. G. Comb variations in the squirell and chipmunk fleas, Orchopeas h. howardii (Baker) and Megabothris acerbus (Jordan) (Siphonaptera), with notes on the significance of pronotal comb patterns // Am. Midl. Nat. 1977. Vol. 98. P. 207—212.

Amin O. M., Wagner M. E. Further notes on the function of pronotal combs in fleas (Siphonaptera) // Ann. Entomol. Soc. Am. 1983. Vol. 76, N 2. P. 232—234.

Dunnet G. M. Fleas (Siphonaptera) from mammals in Aberdeenshire // Scott. Nat. 1950. Vol. 62. P. 42—49.

Hopkins G. H. E. Host-associations of Siphonaptera // First symposium on host specificity among parasites of vertebrates. Inst. Zool., Univ. Neuchatel. 1957. P. 64—87.

Humphries D. A. Function of combs in ectoparasites // Nature. 1967. Vol. 215. P. 319.

Jordan K. On some phylogenetic problems within the order of Siphonaptera (=Suctoria) // Tijdschr. Entomol. 1947. Vol. 88. P. 79—93.

Marshall A. G. The function of combs in ectoparasites insects // Proc. Intern. Conf. Fleas. Ashton Wold, Peterborough, U. K., 21—25 June 1977. Rotterdam, 1980. P. 79—87.

Rothschild N. C. Convergent development among certain ectoparasites. (Presidental Address) // Proc. Entomol. Soc. Lond. 1917 (1916). P. 141—156.

Rothschild M., Traub R. E. A revised glossary of terms used in the taxonomy and morphology of fleas // An illustrated catallogue of the Rothschild collection of fleas (Siphonaptera) in the British Museum (Natural History). London, Brit. Mus., 1971. Vol. V. P. 8—85.

Rothschild M., Schlein Y., Ito S. A colour atlas of insect tissues (via the fleas). Netherlands: Wolfe Publ. Ltd, 1986. 184 p.

Snograss R. E. The skeletal anatomy of fleas (Siphonaptera) // Smiths. Misc. Collect. 1946. Vol. 104, N 18. 89 p. + 21 Pls.

Smit F. G. A. M. On some adaptive structures in Siphonaptera // Folia Parasitologica (Prague). 1972. Vol. 19. P. 5—17.

Smit F. G. A. M., Dunnet G. M. A new genus and species of fleas from Antarctica (Siphonaptera: Ceratophyllidae) // Pacific Insects. 1962. Vol. 4, N 4. P. 895—903.

Traub R. E. Muesebeckella, a new genus of flea from New Guinea with notes on convergent evolution (Siphonaptera, Pygiopsyllidae) // Proc. Entomol. Soc. Wash. 1969. Vol. 71, N 3. P. 374—396.

Traub R. E. Notes on zoogeography, convergent evolution and taxonomy of fleas (Siphonaptera), based on collections from Gunong Benom, and elsewhere in South-East Asia. II. Convergent evolution // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. (Zool.). 1972a. Vol. 23, N 10. P. 307—387.

Traub R. E. The relationship between the spines, combs and other skeletal features of fleas (Siphonaptera) and the vestuture, affinities and habits of their hosts // J. Med. Entomol. 1972b. Vol. 9, N 6. P. 601.

Traub R. E. Tiflovia, a new genus of pygiopsyllid fleas from New Guinea, with notes on convergent evolution and zoogeography (Siphonaptera) // J. Med. Entomol. 1977. Vol. 13, N 6. P. 653—685.

Traub R. E. Some adaptive modifications of fleas // Proc. Intern. Conf. Fleas. Ashton Wold, Peterborough, U. K., 21—25 June 1977. Rotterdam, 1980. P. 33—67.

Traub R. E., Evans T. M. Descriptions of new species of hystrichopsyllid fleas, with notes on arched pronotal combs, convergent evolution and zoogeography (Siphonaptera) // Pacific Insects. 1967. Vol. 9. P. 603—677.

Wagner J. Aphaniptera // Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd 5: Arthropoda, 3 Abr. Insecta, XIII. Buch, Teil f. Lepzig, 1939. 114 S.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034

Поступила 15.02.2001

PECULIARITIES OF THORACIS AND ABDOMINAL COMBS OF FLEAS (SIPHONAPTERA)

S. G. Medvedev

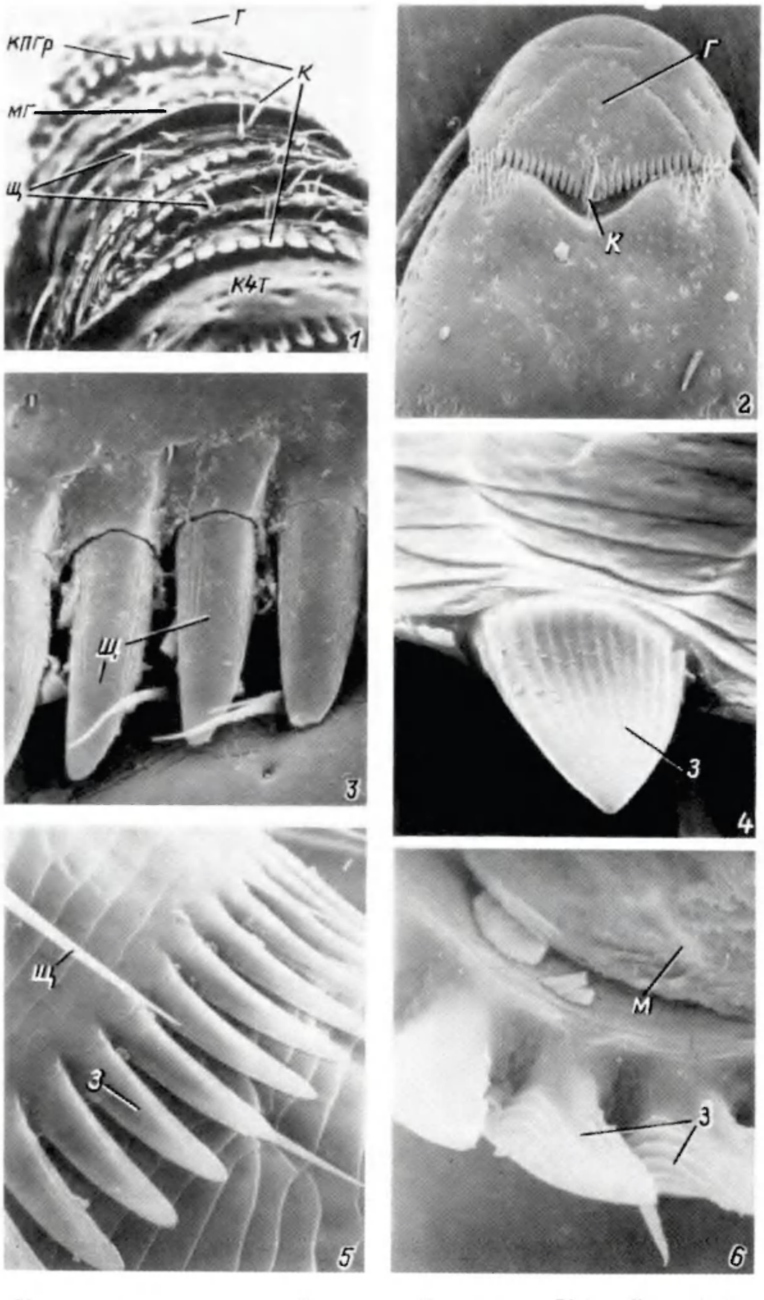
Key words: fleas, Siphonaptera, morphology, combs.

SUMMARY

The structure of pseudosetae, spinelets, and spines of combs (ctenidia) was studied by means of light and SE microscopy in 80 % of genera and subgenera of the World fauna. It is found out that peculiarities of ctenidiae in the prothorax and in tergites of the abdomen are characteristics of families and infraorders of fleas. Some characters of ctenidiae found in certain flea genera are reductions and apparently caused by habitation in some extremal conditions. An absence of ctenidiae in the unfraorder Pulicomorpha is compensated by more developed posterior margin of prothorax and general abbreviation of all thoracal segments. Reasons of ctenidiae absence, which is observed in certain genera of the infraorders Ceratophyllomorpha, Pygiopsyllomorpha and Hystricopsillomorpha associated with the same hosts, is not clear.

It is confirmed, that distance between ctenidiae in different flea species associated with the same species host species, however it is recovered, that this distance correlates with the diameter of most thin hair of host. In some flea species the distance between ctenidia spices in females is larger, than in males. It is found, that sexual dimorphism by this character may not be expressed in certain species of closely related species group of fleas. It is suggested that ctenidiae were present even in the common ancestor of fleas. The hypothesis on origin of spines and pseudosetae from setae of the posterior walls of toracal and abdominal segments in the common ancestor of fleas is proposed.

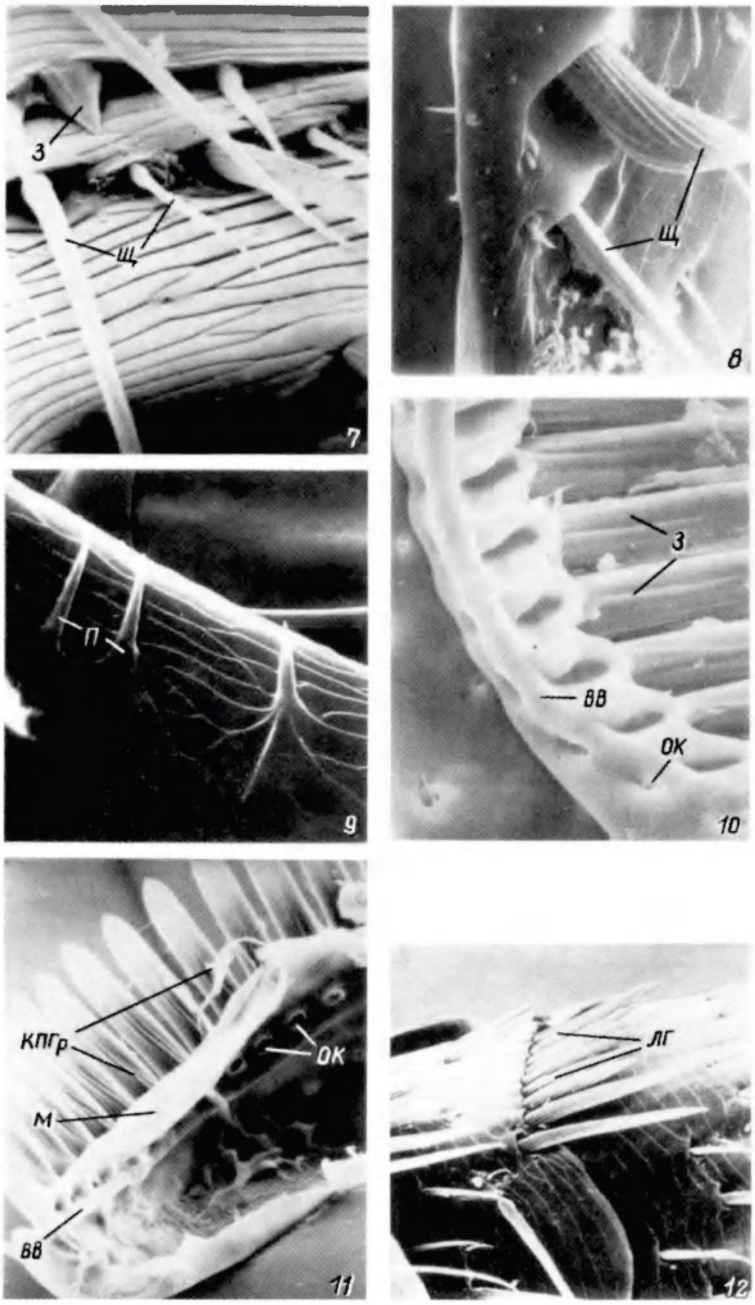
Вклейка к статье Медведева С. Г.



Наружные кутикулярные образования блох и жука *Platypsyllus castoris*.

1 — дорсальная поверхность имаго блохи *Ischnopsyllus intermedius*, сзади, × 280; *2* — голова и переднегрудь жука *Platypsyllus castoris*, сверху, × 140; *3* — зубцы головного ктенидия *P. castoris*, сверху, × 1680; *4* — зубчик блохи *Nosopsyllus fasciatus*, сверху и сзади, × 2500; *5* — ктенидий метанотума груди *I. variabilis*, сбоку, × 1560; *6* — зубцы пронотума блохи *Ctenocephalides felis felis*, сверху и сзади, × 1400; *Г* — голова; *З* — зубец ктенидия; *К* — ктенидий; *К4 Т* — ктенидий 4-го тергита брюшка; *КПГр* — ктенидий пронотума груди; *М* — межсегментная мебрана; *МГ* — мезонотум груди; *Щ* — щетинки.

External outgrowth of fleas and beetle *Platypsyllus castoris*.



Продолжение рисунка.

Щетинки, псевдосеты и ктенидии блох.

7 — зубчик и щетинки тергитов брюшка *Ctenophthalmus dolichus*, сзади, × 2400; *8* — щетинки на переднем крае головы *Leptopsylla segnis*, × 1130; *9* — псевдосеты мезонотума груди *Ischnopsyllus intermedius*, × 660; *10* — внутренняя поверхность пронотума груди *Leptopsylla taschenbergi*, сверху, × 1400; *11* — то же *Nosopsyllus consimilis*, сверху, × 700; *12* — ложный гребень метанотума груди *Myodopsylla insignis*, сбоку, × 300 (объяснения в тексте); *ВВ* — внутренний валик пронотума; *ЛГ* — ложный гребень метанотума; *ОК* — отверстия каналов зубцов; *П* — псевдосеты.

Stetae, pseudosetae and combs of fleas.